

两个水稻骨干恢复系重要农艺性状的遗传基础研究

魏少博, Priya Lal Biswas, 王文生, 王 杰, 项 超, 高用明

(中国农业科学院作物科学研究所, 北京 100081)

摘要:水稻骨干恢复系是指在杂交稻育种中广泛应用的一类恢复系。探明骨干恢复系的遗传基础, 发掘其重要农艺性状基因/QTL, 对分子标记辅助选择水稻恢复系育种具有重要应用价值。本研究以生产上广泛应用的三系骨干恢复系成恢 727 和两系骨干恢复系 9311 为亲本, 培育了具有 250 个系的重组自交系群体。分别在 2015 年三亚和 2016 年合肥两个环境下进行了 9 个重要农艺性状表型和 SSR 分子标记基因型鉴定, 用 SAS9.2 分析表型数据, 用 QTL IciMapping v4.1 进行 QTL 定位分析。在三亚和合肥两个环境下共检测到 39 个 QTL, 三亚检测到 16 个, 分布于第 1、2、4、7、8、10、11 和 12 染色体上; 合肥检测 24 个, 分布于第 1、2、3、7、8、9、10 和 12 染色体上。其中 *qPHI-1* 在三亚和合肥两个环境下都能检测到, 加性效应分别为 -1.75 和 -2.46。在检测到的 39 个 QTL 中, 有 24 个 QTL 的增效等位基因来自恢复系成恢 727, 15 个 QTL 的增效等位基因来自 9311。共计有 26 个 QTL 曾被前人定位, 13 个属于尚未见文献报道的新 QTL。另外, 在 RM279 ~ RM521、RM336 ~ RM3534、RM25 ~ RM547、RM553 ~ RM160、RM222 ~ RM271 区段内检测到 5 个多效性 QTL 位点。其中 RM25 ~ RM547 位点与已经克隆的基因 *Ghd8* 位置相近。RM553 ~ RM160 位点是一个新的多效性位点, 分别控制每穗实粒数、单株产量和结实率, 而且效应和表型变异贡献率都较大。其余 3 个位点在前人的研究中分别有所报道, 但其多效性则是在本研究中首次发现。在本研究新发掘到的 QTL 中, 控制穗数的 QTL *qPN12-1*, 控制穗长的 QTL *qPL1-2* 和 *qPL10-1*, 控制总粒数的 QTL *qSNP2-1* 和 *qSNP10-1*, 控制结实率的 QTL *qSF3-1*, 控制千粒重 QTL *qTGW7-1* 和控制产量的 QTL *qGY1-1* 效应均比较大, 解释的表型遗传变异比例也较高。本研究的结果将会为相关性状 QTL 的精细定位、克隆和育种应用奠定基础。

关键词: 水稻; 农艺性状; 恢复系; 数量性状基因座

Study on the Genetic Basis of Important Agronomic Traits for Two Main Restorer Lines of Rice (*Oryza sativa* L.)

WEI Shao-bo, Priya Lal Biswas, WANG Wen-sheng, WANG Jie, XIANG Chao, GAO Yong-ming

(Institute of Crop Sciences, Chinese Academy of Agricultural Sciences, Beijing 100081)

Abstract: The main restorer line is a kind of restorer lines which has been widely used in hybrid rice breeding practice. The study on the genetic basis of main restorer lines and identification of quantitative trait loci (QTL) or gene underlying important agronomic traits will facilitate the restorer development by the molecular marker assisted selection in rice. In this study, the population with 250 recombinant inbred lines (RIL) was developed with a three-line main restorer Chenghui 727 and a two-line restorer 9311 as parents, both of which have been widely used in hybrid rice breeding. The evaluation of 9 important agronomic traits and genotypic analysis of SSR markers were conducted in Sanya, Hainan of 2015 and Hefei, Anhui of 2016. The phenotype data was analyzed by SAS9.2. QTLs were mapped and analyzed by QTL IciMapping v4.1 software. A total of 39 QTLs were detected in two environments, among which 16 QTLs were identified in Sanya and located on the chromosome 1, 2, 4, 7, 8, 10, 11 and 12, and 24 QTLs were identified in Hefei and located on the chromosome 1, 2, 3, 7, 8, 9, 10 and 12. The *qPHI-1* was detected in

收稿日期: 2017-02-17 修回日期: 2017-03-23 网络出版日期: 2017-08-11

URL: <http://kns.cnki.net/kcms/detail/11.4996.S.20170811.1530.006.html>

基金项目: 国家“863”计划资助项目 (2014AA10A604)

第一作者研究方向为水稻杂种优势原理与应用。E-mail: 524323729@qq.com

通信作者: 高用明, 研究方向为水稻杂种优势原理与应用。E-mail: iriygao@126.com

both Sanya and Hefei, with the additive effects were -1.75 and -2.46 respectively. The increasing alleles of 13 QTLs come from Chenghui 727 and 16 QTLs from 9311. There are 26 QTLs identified here had been reported by the previous study and 13 QTLs were newly detected in this study. In addition, 5 pleiotropic QTLs were found in the intervals of RM279-RM521, RM336-RM3534, RM25-RM547, RM553-RM160 and RM222-RM271. Among which the interval of RM25-RM547 was near the cloned gene *Ghd8*. The QTL located in RM553-RM160 was a novel pleiotropic QTL underlying the filled grain number per plant, grain yield per plant and spikelet fertility with large additive effects and contributed more than 5% of the phenotypic variation. The other three pleiotropic QTLs had been reported in previous study as a single QTL, however the pleiotropism was found in this study only. In present study, all the newly found QTL e. g. *qPN12-1* underlying panicle number, QTL *qPL1-2* and *qPL10-1* underlying panicle length, QTL *qSNP2-1* and *qSNP10-1* underlying spikelet number per panicle, *qSF3-1* underlying spikelet fertility rate, QTL *qTGW7-1* underlying grain weight and *qGY1-1* underlying grain yield have large additive effects and explained high proportion of phenotypic variation. The results in this study will be helpful to the fine mapping, cloning and breeding for the related traits.

Key words: rice; agronomic trait; restorer line; QTL

水稻是我国主要的粮食作物之一。在中国, 杂交水稻的大面积推广显著地提高了产量, 杂交稻的种植面积占水稻种植总面积的 57%, 产量占水稻总产量的 65%, 每 hm^2 比常规稻增产 1350 kg [1-2]。杂交稻的大面积推广得益于三系或两系育种中骨干恢复系的广泛应用。发掘骨干恢复系的优异基因/QTL (Quantitative Trait Loci), 剖析恢复系产量及相关性状的遗传基础, 对分子标记辅助选择育种进行品种改良具有重要的意义。

近十几年来, 有大量关于水稻主要农艺性状 QTL 发掘的文献报道, 据 Gramene 网站 (<http://archive.gramene.org/qtl/>) 不完全统计, 已定位 618 个抽穗期 QTL, 1011 个株高 QTL, 253 个穗长 QTL, 207 个单株有效穗数 QTL, 131 个每穗实粒数 QTL, 350 多个每穗总粒数 QTL, 330 个结实率 QTL, 223 个千粒重 QTL, 80 个单株产量 QTL。虽然已定位到的 QTL 数量很多, 但能够克隆的基因/QTL 很少, 能够应用到育种实践的更少。E. B. Liu 等 [3] 利用 NIL-LP1/秀水 79 的 F_2 分离群体将控制水稻穗长的一个主效位点 *LP1* 精细定位在第 9 染色体长臂的 90 kb 区域内, 该位点能够解释超过 20% 的表型变异。M. Ashikari 等 [4] 在第 1 染色体短臂上定位到了 *Gn1*, 该位点是一个控制粒数的 QTL, 解释表型变异 44%, 进一步又将 *Gn1* 分解为 2 个位点: *Gn1a* 和 *Gn1b*, 并将 *Gn1a* 初定位至 R3192 ~ C12072S 之间约 2 cM 的区间, 利用 13000 个 *Gn1a* 的 F_2 杂合单株将其精细定位在一个 6.3 kb 的区域, 最终证明了影响稻谷产量的基因 *OsCKX2* 即是 *Gn1a*。K. Ishimaru 等 [5] 用粳稻日本晴和籼稻 Kasalath 构建高世代回交自交群

体, 将控制千粒重的位点 *qTGW6* 定位到一个 4.9 kb 的区间, 预测了一个候选基因, 该基因可以控制胚乳的长度并参与从源到库的碳水化合物的运输。W. Liu 等 [6] 利用明恢 63 与 *this1* 突变体杂交构建的群体定位并克隆了 *THIS1*, *THIS1* 可能通过参与独脚金内酯和生长素等激素的信号通路, 从而影响水稻分蘖形成、小穗育性等发育过程。L. Zhao 等 [7] 利用日本晴和 *PAY1* 突变体构建的含有 1100 个家系的 F_2 群体, 将控制水稻株型和产量的 *PAY1* 定位在第 8 染色体长臂的 RM339 ~ RM223 之间, 进一步又精细定位至 sp5 ~ sp7 内的 51 kb 区域内并克隆了该基因 (*LOC_Os08g31470*)。

用于 QTL 定位的群体主要有 BC (Backcross) 群体、 F_2 群体、DH (Doubled Haploid) 群体和 RIL (Recombinant Inbred Lines) 群体等。RIL 群体是杂种后代经过多代自交而产生的一种作图群体, 通常从 F_2 开始, 采用单粒传的方法来建立。RIL 群体通过多代自交纯合构成了分离得以固定的永久性群体, 可以连续不断的提供大量的试验材料, 以满足不同时间、地点的需要, RIL 群体染色体重组机会增加, 可以用来更精确的定位那些紧密连锁的位点 [8-10]。水稻的产量相关性状具有其复杂性、易受环境影响, 且多基因控制性等特点, QTL 初步定位的稳定性一般较差且效应受环境影响较大。RIL 群体已被广泛应用于多环境的目标基因/QTL 的定位 [11-13]。成恢 727 是由四川省农业科学院作物研究所选育的在生产上应用广泛的骨干恢复系, 以成恢 727 为亲本配组产生的杂交稻品种已有 13 个 (<http://www.rice-data.cn/variety/index.htm>)。其中优质高产杂交水

稻新组合德优 4727 于 2016 年被农业部认定为超级稻品种和国家主导品种^[14]。9311 原名扬稻 6 号,是江苏里下河地区农业科学研究所育成的优质常规中粳新品种,截至 2005 年,累计推广面积就已经超过亿亩,因此获得了国家科学技术进步二等奖。同时,9311 还是我国两系杂交稻的主要恢复系,截至 2009 年,在农业部冠名的 17 个两系超级杂交稻中,有 6 个是以 9311 及其衍生系为父本配制的。由 9311 直接或者衍生的恢复系所配的组合中,有 12 个列入农业部全国农技推广中心统计,累计推广面积 1073.3 万 hm^2 ,占两系杂交水稻推广总面积的 51.2%^[15-17]。9311 是我国超级杂交水稻两优培 9 的一个亲本,也是粳稻亚种 DNA 导入籼稻亚种的主要受体品种,9311 具有优异的农艺性状,作为籼稻的代表品种,已利用鸟枪法将其进行了全基因组序列测定^[18-19]。本研究以成恢 727 和 9311 构建的 RIL 群体为试验材料,通过对三亚和合肥两个环境下每穗实粒数、每穗总粒数、单株有效穗数、穗长、结实率、千粒重、单株产量、抽穗期和株高的 QTL 分析,发掘骨干恢复系成恢 727 的优异基因/QTL,剖析恢复系产量及相关性状的遗传基础,以期为骨干恢复系的改良和分子育种提供理论参考。

1 材料与方法

1.1 试验材料

以骨干恢复系成恢 727 和 9311 进行杂交,从 F_2 开始通过单粒传法得到包括 250 个家系的重组自交系群体。

1.2 田间种植和性状考查

2015 年将 250 个家系(F_7)和两个亲本种植于三亚市崖城南滨农场试验田,12 月 1 日播种,12 月 25 日移栽;2016 年将所有试验材料(F_8)种植于合肥市长临河镇试验田,5 月 11 日播种,6 月 11 日插秧。采用完全随机区组设计,三亚设置 2 次重复,合肥设置 3 次重复,每个株系种植 2 行,每行 10 株,间距为 $26.4 \text{ cm} \times 16.5 \text{ cm}$ 。其他田间管理按正常管理方式进行。

考查 9 个性状:抽穗期(HD, heading date)、株高(PH, plant height)、单株有效穗数(PN, panicle number per plant)、穗长(PL, panicle length)、每穗实粒数(FGP, filled grain number per plant)、每穗总粒数(SNP, spikelet number per panicle)、结实率(SF, spikelet fertility)、千粒重(TGW, 1000-grain weight)和单株产量(GY, grain yield per plant)。记录播种

当天到株系内 50% 抽穗的时间(d)为抽穗期。

1.3 数据分析及 QTL 分析

利用 SAS 9.2 分析表型数据得到基本统计量,并做相关分析得到各性状间的相关关系。QTL 定位的遗传图谱包括 121 个 SSR 标记,覆盖水稻基因组 1525.40 cM,标记间平均距离为 12.61 cM。采用 QTL IciMapping v4.1 的完备区间作图法^[20]对考查的 9 个性状进行 QTL 定位,结实率用反正弦代换后进行分析,LOD 阈值设为 2.50。QTL 的命名遵循 S. R. McCouch^[21]等的命名原则。

2 结果与分析

2.1 亲本和群体的性状表现

RIL 群体的 9 个性状都存在较大幅度变异,表现为双向超亲分布,除株高外,其他性状的偏度和峰度的绝对值都小于或接近 1,近似于正态分布(表 1)。

2.2 群体性状间的相关性分析

相关分析表明(表 2),2015 年三亚环境下单株产量和其他性状都呈极显著的正相关,其中与每穗实粒数的相关系数最高为 0.622;株高除了与单株有效穗数呈显著负相关外,与其他性状都呈极显著的正相关。2016 年合肥环境下,单株产量与株高、单株有效穗数、每穗实粒数和结实率呈极显著的正相关,株高除了与单株有效穗数呈负相关,与每穗总粒数呈显著正相关外,与其他性状都呈极显著的正相关;每穗总粒数除了与单株产量相关关系不显著外,与其他性状均呈极显著的相关。同一性状 2 年间的相关关系有 3 个性状关系不显著。另一方面,一些性状间的相关在三亚和合肥差异比较大,有的相关正负方向不一。这些现象可能与三亚和合肥的光温气候条件差异巨大有关,三亚南繁季节是典型的短日低温环境,同时 2016 年春又遇到了极端低温天气;而合肥正季是典型的长日高温环境,2016 年夏又遇到极端高温天气。同时,这些方向相反的性状相关大多相关系数都比较低,也是正常的统计抽样误差范畴。

2.3 各性状 QTL 分析

2 年两个环境考查的 9 个性状共检测到 39 个 QTL(表 3,图 1),2015 年三亚环境有 16 个,2016 年合肥环境有 24 个,其中有 1 个是两个环境中同时检测到的 QTL。这些 QTL 分布于除第 5,6 染色体外的 10 条染色体上,LOD 值介于 2.57 ~ 24.27,加性效应值为 -8.14 ~ 12.68,单个 QTL 贡献率为 2.40% ~ 35.77%。有 24 个 QTL 的增效等位基因来自恢复系成恢 727。

表 1 两个环境下亲本与重组自交系群体 9 个性状的表型值

Table 1 Phenotypic values of 9 traits among two parents and the RILs populations in two environments

性状 Trait	环境 Environment	亲本 Parents		重组自交系群体 RILs				广义遗传力(%) General heritability
		9311	成恢 727	平均值 ± 标准差 Mean ± Standard deviation	偏度 Skewness	峰度 Kurtosis	变幅 Range	
		平均值 ± 标准差 Mean ± Standard deviation	平均值 ± 标准差 Mean ± Standard deviation					
抽穗期(d)	SY	106.5 ± 3.0	107.5 ± 2.7	105.9 ± 4.2	-0.4	0	94.0 ~ 118.5	87.1
HD	HF	97.0 ± 2.1	94.4 ± 1.1	96.3 ± 4.1	-0.8	0.5	84.0 ~ 107.0	98.9
株高(cm)	SY	86.8 ± 3.1	86.6 ± 3.7	87.7 ± 6.9	1.0	4.6	68.0 ~ 122.8	85.9
PH	HF	130.8 ± 7.8	124.3 ± 4.9	128.1 ± 9.6	1.6	11.2	101.0 ~ 198.0	89.9
单株有效穗数	SY	7.3 ± 0.7	7.8 ± 1.6	7.9 ± 1.3	0.2	-0.4	5.0 ~ 11.1	37.4
PN	HF	5.2 ± 0.9	5.7 ± 0.8	5.7 ± 0.8	0.6	1.8	3.9 ~ 9.5	43.5
穗长(cm)	SY	20.1 ± 0.9	21.3 ± 0.8	20.9 ± 1.6	0.2	0.2	16.3 ~ 25.6	81.8
PL	HF	22.6 ± 1.2	23.5 ± 1.2	24.4 ± 1.9	0	0.1	18.7 ~ 28.9	86.3
每穗实粒数	SY	157.5 ± 20.2	138.1 ± 23.4	133.9 ± 26.9	-0.1	-0.1	51.5 ~ 196.3	62.4
FGP	HF	154.8 ± 27.4	144.0 ± 25.6	158.5 ± 27.8	-0.4	0.7	64.8 ~ 217.5	76.7
每穗总粒数	SY	191.5 ± 27.3	172.0 ± 20.9	180.7 ± 30.1	0.5	1.4	103.5 ~ 303.5	64.9
SNP	HF	215.1 ± 33.8	183.9 ± 32.5	218.3 ± 29.7	0.2	-0.4	149.2 ~ 305.8	70.9
结实率(%)	SY	82.5 ± 3.5	79.9 ± 5.9	74.9 ± 12.6	-1.1	1.0	32.1 ~ 93.8	75.6
SF	HF	71.9 ± 6.4	78.4 ± 5.8	72.7 ± 10.3	-1.2	1.5	36.7 ~ 89.8	84.3
千粒重(g)	SY	25.4 ± 1.1	25.7 ± 0.6	25.6 ± 1.5	-1.0	3.0	19.0 ~ 29.1	63.4
TGW	HF	29.5 ± 1.8	27.8 ± 1.2	26.8 ± 2.7	-0.4	0.5	18.0 ~ 35.3	92.7
单株产量(g)	SY	21.8 ± 3.4	23.3 ± 3.2	22.2 ± 5.6	0.3	0.1	7.9 ~ 38.8	54.0
GY	HF	19.3 ± 5.3	18.3 ± 2.9	19.1 ± 4.2	-0.3	-0.2	6.4 ~ 29.1	63.7

HF:合肥;SY:三亚

HF:Hefei,SY:Sanya

表 2 重组自交系的各性状间的相关系数

Table 2 Correlation coefficients of different traits in RIL populations

性状 Trait	抽穗期 HD	株高 PH	单株有效穗数 PN	穗长 PL	每穗实粒数 FGP	每穗总粒数 SNP	结实率 SF	千粒重 TGW	单株产量 GY
抽穗期 HD	0.110	0.246 **	0.118	-0.134 *	0.183 **	-0.191 **	0.391 **	0.191 **	0.248 **
株高 PH	0.323 **	0.561 **	-0.125 *	0.237 **	0.386 **	0.194 **	0.261 **	0.228 **	0.315 **
单株有效穗数 PN	-0.109	-0.009	0.394 **	-0.191 *	-0.101	-0.232 **	0.097	0.111	0.225 **
穗长 PL	-0.094	0.249 **	-0.127 *	0.544 **	0.131 *	0.328 **	0.157 *	0.025	0.191 **
每穗实粒数 FGP	-0.046	0.261 **	0.001	0.350 **	0.110	0.483 **	0.645 **	0.161 *	0.622 **
每穗总粒数 SNP	0.088	0.102 *	-0.185 **	0.303 **	0.554 **	0.232 **	0.333 **	-0.015	0.221 **
结实率 SF	-0.135 *	0.204 **	0.182 **	0.138 *	0.662 **	-0.217 **	0.161 *	0.201 **	0.516 **
千粒重 TGW	0.115	0.293 **	-0.202 **	0.075	-0.187 **	-0.374 **	0.111	0.259 **	0.435 **
单株产量 GY	-0.061	0.273 **	0.361 **	0.118	0.558 **	0.085	0.610 **	0.121	0.080

右上角和左下角的数据分别表示三亚和合肥性状间的相关系数,对角线中的数据表示同一性状两个环境间的相关系数。*、** 表示相关系数达到 $P < 0.05$ 和 $P < 0.01$ 的显著水平

The data in the top right and the left lower triangles of the table were the correlation coefficients between the traits in Sanya and Hefei, respectively. The data in the diagonal of the table represented correlation coefficients of the same trait between the two environments, * and ** indicated the significance at $P < 0.05$ and $P < 0.01$ levels, respectively

表 3 重组自交系群体 9 个性状的 QTL 定位及其遗传参数估计

Table 3 Identification of QTL for 9 traits in RIL population and their genetic parameters estimated

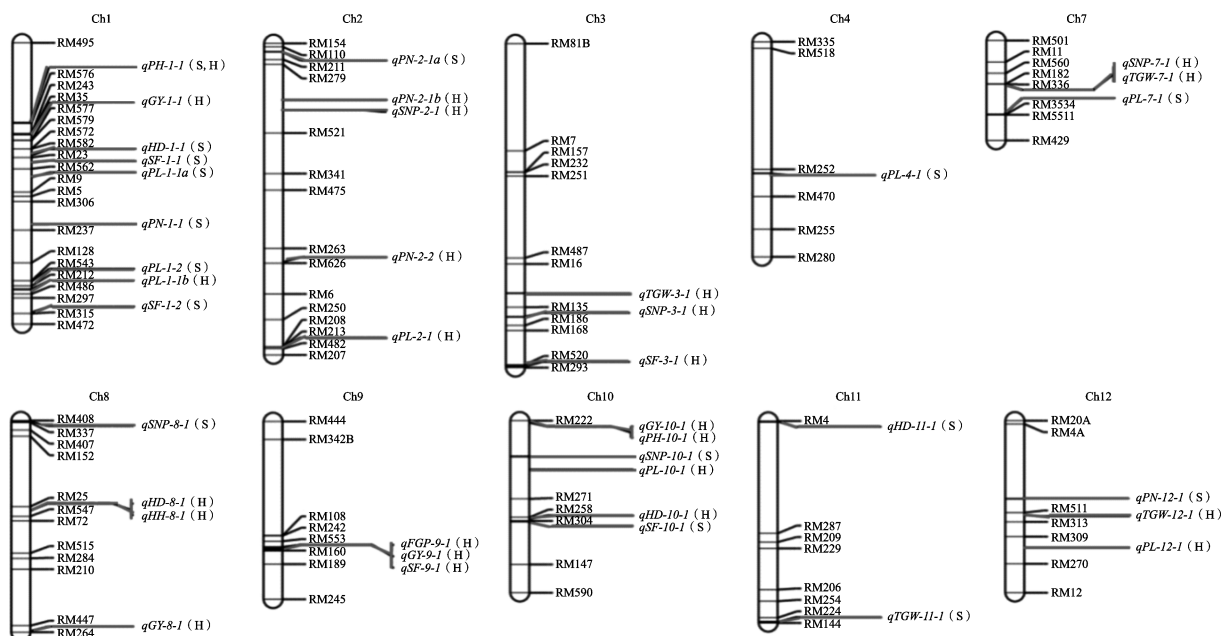
性状 Trait	位点 Locus	区间 Interval	LOD 值		加性效应		贡献率(%)Phenotypic		文献 Reference
			LOD score		Additive effect		variance explained		
			三亚 Sanya	合肥 Hefei	三亚 Sanya	合肥 Hefei	三亚 Sanya	合肥 Hefei	
抽穗期	<i>qHD1-1</i>	RM582 ~ RM23	2. 84		− 1. 00		5. 29		[22]
HD	<i>qHD8-1</i>	RM25 ~ RM547		24. 27		2. 76		35. 77	[23]
	<i>qHD10-1</i>	RM258 ~ RM304		2. 81	− 0. 79			3. 05	[24]
	<i>qHD11-1</i>	RM4 ~ RM287	4. 05		− 1. 10		6. 40		[25]
总体 ^a Total ^a							11. 69	38. 82	
株高	<i>qPH1-1</i>	RM495 ~ RM576	3. 35	3. 79	− 1. 75	− 2. 46	6. 91	5. 58	[26]
PH	<i>qPH8-1</i>	RM25 ~ RM547		3. 62		2. 61		6. 27	[23]
	<i>qPH10-1</i>	RM222 ~ RM271		2. 85		2. 15		4. 43	[27]
总体 ^a Total ^a							6. 91	16. 28	
单株有效穗数	<i>qPN1-1</i>	RM306 ~ RM237	3. 29		0. 35		4. 57		[28]
PN	<i>qPN2-1</i>	RM279 ~ RM521		4. 19		− 0. 34		11. 00	[29]
	<i>qPN2-2</i>	RM263 ~ RM526		2. 57		− 0. 17		2. 55	[30]
	<i>qPN2-3</i>	RM110 ~ RM211	3. 57		− 0. 33		4. 19		[29]
	<i>qPN12-1</i>	RM4A ~ RM511	4. 72		− 0. 50		9. 63		
总体 ^a Total ^a							18. 39	13. 55	
穗长	<i>qPL1-1</i>	RM212 ~ RM486		4. 07		− 0. 52		4. 85	[25]
PL	<i>qPL1-2</i>	RM562 ~ RM9	2. 58		− 0. 38		5. 35		
	<i>qPL1-3</i>	RM543 ~ RM212	6. 40		− 0. 53		10. 24		[25]
	<i>qPL2-1</i>	RM213 ~ RM482		3. 00		0. 49		3. 92	
	<i>qPL4-1</i>	RM252 ~ RM470	3. 99		0. 44		7. 04		[31]
	<i>qPL7-1</i>	RM336 ~ RM3534	3. 02		0. 34		4. 31		[24]
	<i>qPL10-1</i>	RM222 ~ RM271		4. 05		0. 80		11. 53	
	<i>qPL12-1</i>	RM309 ~ RM270		2. 74		− 0. 52		4. 82	[26]
总体 ^a Total ^a							26. 94	25. 12	
每穗实粒数	<i>qFGP9-1</i>	RM553 ~ RM160		3. 01		− 7. 87		5. 01	
FGP									
总体 ^a Total ^a								5. 01	
每穗总粒数	<i>qSNP2-1</i>	RM279 ~ RM521		3. 46		12. 68		8. 60	
SNP	<i>qSNP3-1</i>	RM135 ~ RM186		2. 84		8. 72		4. 08	[32]
	<i>qSNP7-1</i>	RM336 ~ RM3534		2. 85		6. 88		2. 40	[33]
	<i>qSNP8-1</i>	RM408 ~ RM337	4. 17		− 8. 14		4. 10		
	<i>qSNP10-1</i>	RM222 ~ RM271	3. 44		12. 47		9. 62		
总体 ^a Total ^a							13. 72	15. 08	

表 3(续)

性状 Trait	位点 Locus	区间 Interval	LOD 值		加性效应		贡献率(%)Phenotypic		文献 Reference
			LOD score		Additive effect		variance explained		
			三亚 Sanya	合肥 Hefei	三亚 Sanya	合肥 Hefei	三亚 Sanya	合肥 Hefei	
结实率	<i>qSF1-1</i>	RM23 ~ RM562	3. 48		− 0. 05		5. 79		[24]
SF	<i>qSF1-2</i>	RM297 ~ RM315	2. 84		0. 04		3. 73		[30]
	<i>qSF3-1</i>	RM520 ~ RM293		7. 17		− 0. 06		13. 47	
	<i>qSF9-1</i>	RM553 ~ RM160		5. 32		− 0. 05		7. 74	
	<i>qSF10-1</i>	RM304 ~ RM147	4. 59		− 0. 05		6. 58		[34]
	总体 ^a Total ^a						16. 10	21. 21	
千粒重	<i>qTGW3-1</i>	RM16 ~ RM135		5. 30		− 0. 96		10. 43	[35]
TGW	<i>qTGW7-1</i>	RM336 ~ RM3534		6. 73		− 0. 86		7. 98	
	<i>qTGW11-1</i>	RM224 ~ RM144	4. 41		− 0. 44		8. 41		[36]
	<i>qTGW12-1</i>	RM511 ~ RM313		7. 39		1. 00		11. 15	[37]
总体 ^a Total ^a							8. 41	29. 56	
单株产量	<i>qGY1-1</i>	RM35 ~ RM577		7. 40		− 1. 47		9. 78	
GY	<i>qGY8-1</i>	RM447 ~ RM264		3. 19		− 0. 98		4. 59	[35]
	<i>qGY9-1</i>	RM553 ~ RM160		4. 79		− 1. 28		6. 92	
	<i>qGY10-1</i>	RM222 ~ RM271		2. 57		0. 82		3. 20	[35]
总体 ^a Total ^a								24. 49	

^a: 每个性状发现的 QTL 累计解释的表型变异

^a: The total phenotypic variation explained by QTL of each trait



S: 代表这个 QTL 是在三亚环境下检测到的; H: 代表这个 QTL 是在合肥环境下检测到的

S: Represent the QTL detected in Sanya, H: Represent the QTL detected in Hefei

图 1 9 个性状在两个环境下所检测到的 QTL 在染色体上的位置

Fig. 1 Chromosome location of the QTLs for 9 traits detected in two environments

三亚和合肥环境各检测到 2 个抽穗期 QTL, 分别位于第 1, 11 染色体和第 8, 10 染色体, 共解释表型变异的 11.69% 和 38.82%。其中合肥环境所检测到的位于 RM25 ~ RM547 的位点 *qHD8-1*, LOD 值为 24.27, 加性效应值为 2.76, 增效等位基因来源于 9311, 贡献率达到 35.77%, 是所有定位到的 QTL 中最大的, 可能是主效 QTL。合肥检测到的另一个抽穗期 QTL 和三亚检测到的 2 个 QTL 加性效应值分别为 -0.79、-1.00 和 -1.10, 贡献率分别为 3.05%、5.29% 和 6.40%。

检测到 3 个株高 QTL, 三亚环境 1 个, 位于第 1 染色体, 加性效应为 -1.75, 增效基因来自成恢 727, 贡献率为 6.91%; 合肥环境检测到 3 个, 位于第 1, 8, 10 染色体, 加性效应值分别为 -2.46、2.61 和 2.15, 贡献率变化于 4.43% ~ 6.27% 之间。两个环境能同时检测到 *qPHI-1*, 其增效等位基因来自成恢 727。其余 2 个 QTL 的增效等位基因均来自 9311。

单株有效穗数共检测到 5 个 QTL, 三亚环境检测到 3 个, 位于第 1, 2, 12 染色体, 贡献率变化于 4.19% ~ 9.63% 之间, 其中 *qPNI-1* 的增效等位基因都来自 9311, 其余 2 个位点的增效等位基因来自成恢 727; 合肥环境检测到 2 个 QTL, 其增效等位基因均来自成恢 727。其中 *qPN2-1* 的加性效应值为 -0.34, 贡献率达 11.00%, *qPNI2-1* 的加性效应值为 -0.50, 贡献率达 9.63%。

两个环境检测到穗长 QTL 各 4 个, 三亚环境所检测到的穗长 QTL 分布于第 1, 4, 7 染色体, 贡献率变化于 4.31% ~ 10.24% 之间; 合肥环境所检测的 QTL 分布于第 1, 2, 10, 12 染色体, 贡献率变化于 3.92% ~ 11.53% 之间。其中 *qPLI-3* 和 *qPLI0-1* 的贡献率为 10.24% 和 11.53%, 对表型变异影响较大。

每穗实粒数仅在合肥环境被检测到 1 个 QTL, 位于第 9 染色体 RM553 ~ RM160 之间, 加性效应值 -7.87, 增效等位基因来源于成恢 727, 解释了表型变异的 5.01%。

每穗总粒数共检测到 5 个 QTL, 三亚环境检测到 2 个, 位于第 8 和 10 染色体, 贡献率为 4.10% 和 9.62%; 合肥环境检测到 3 个, 位于第 2, 3 和 7 染色体, 贡献率变化于 2.40% ~ 8.60%。只有 *qSNP8-1* 的增效等位基因来源于成恢 727, 其余 4 个 QTL 的增效等位基因来自 9311。其中, *qSNP2-1* 的加性效应值为 12.68, 贡献率达 8.60%, *qSNP10-1* 的加性

效应值为 12.47, 贡献率达 9.62%。

共定位结实率 QTL 5 个, 其中 *qSFI-2* 的增效等位基因来源于 9311, 其余 4 个 QTL 的增效等位基因均来源于成恢 727。三亚环境检测到 3 个, 分布于第 1, 10 染色体, 加性效应值分别为 -0.05, 0.04 和 -0.05, 贡献率分别为 5.79%, 3.73%, 6.58%; 合肥环境检测到 2 个, 位于第 3, 9 染色体, 加性效应值分别为 -0.06 和 -0.05, 贡献率为 13.47% 和 7.74%。

检测到 4 个控制千粒重的 QTL, 三亚环境 1 个, 位于第 11 染色体, 加性效应值为 -0.44, 增效等位基因来源于成恢 727, 贡献率为 8.41%; 合肥环境检测到 3 个, 位于第 3, 7, 12 染色体, 其中 *qTGW3-1* 和 *qTGW12-1* 的加性效应值分别为 -0.96 和 1.00, 贡献率为 10.43% 和 11.15%。*qTGW12-1* 的增效等位基因来自 9311, 其余 2 个 QTL 的增效等位基因来源于成恢 727。

仅在合肥环境检测到 4 个单株产量 QTL, 分别位于第 1, 8, 9, 10 染色体, 加性效应值变化于 -1.47 ~ 0.82 之间, 贡献率变化于 3.20% ~ 9.78%。其中, *qGY10-1* 的增效等位基因来源于 9311, 其余 3 个 QTL 的增效等位基因来源于成恢 727。

3 讨论

3.1 QTL 表达的环境差异

发掘和克隆水稻优良基因/QTL, 用于水稻分子标记辅助选择育种是当今水稻育种的发展趋势。在骨干恢复系后代中定位到的优良基因/QTL 往往更容易被恢复系选育所应用。自 M. Yano 等^[38]定位到第 1 个水稻 QTL-*Hd1* 起, 国内外众多研究者先后在多种环境下利用不同群体定位并克隆了许多水稻基因/QTL。大量研究表明, 水稻很多性状是受多基因控制的数量性状, 容易受环境和定位群体的影响, 不同定位群体和环境下检测到的 QTL 数量和效应不同^[39]。许凌等^[40]在两个环境下对 6 个产量性状共检测到 19 个 QTL, 但稳定表达的只有 5 个; Y. D. Zhang 等^[41]连续两年对穗部 3 个性状定位了 23 个 QTL, 有 6 个 QTL 连续两年被检测到; 陈燕华等^[42]在早、晚两季共检测到水稻产量等主要农艺性状的 QTL 共 73 个, 其中仅在早季能检测到的有 34 个, 仅在晚季能检测到的有 23 个, 两季都能检测到的只有 16 个, 同一群体不同季节检测到的 QTL 数量存在很大的差异。本研究利用三系骨干恢复系成恢 727 和两系骨干恢复系 9311 培育了重组近交系群体, 对 9 个水稻主要农艺性状进行了鉴定和 QTL 定位, 共检

测到了 39 个 QTL。能在两个环境下稳定表达的只有 *qPH1-1*, 其增效等位基因均来自成恢 727, 在三亚和合肥的加性效应为 -1.75 和 -2.46, 有一定差异, 但贡献率分别为 6.91% 和 5.58%, 差异不大。这可能与三亚与合肥的气候和生态环境差异较大有关, 前者是典型的低温热带短日照生态环境, 而合肥正季是典型的高温长日照生态环境, 植物的表型是基因和环境互作的结果, 表型性状常随着环境的变化而呈明显的差异^[43]。

3.2 与前人定位结果比较

从表 3 可以看出, 本研究检测到多个 QTL 位点与前人检测到的位点位置相近, 如本研究在第 2 染色体 RM279 ~ RM521 内检测到控制单株有效穗数和每穗总粒数的位点 *qPN2-1* 和 *qSNP2-1*, F. Tian 等^[29]在该区段附近检测到了 1 个控制单株有效穗数的位点 *qPN2*。在第 1 染色体 RM582 ~ RM23 内检测到控制抽穗期的位点 *qHDI-1*, 与 M. J. Thomson 等^[22]发现的抽穗期 QTL *dth1.1* 位置相近。本研究在第 1 染色体 RM495 ~ RM576 内检测到控制株高的 *qPH1-1* 与 C. Li 等^[26]定位到的株高的位点 *ph1* 位置相同。本研究还在第 7 染色体 RM336 ~ RM3534 内定位到了控制每穗总粒数、千粒重和穗长的位点 *qSNP7-1*、*qTGW7-1* 和 *qPL7-1*, 而杨络森等^[44]在该区段内只定位到了控制千粒重的 QTL。本研究在第 8 染色体 RM25 ~ RM547 区段内定位到了控制抽穗期和株高的位点 *qHD8-1* 和 *qPH8-1*, 与曾经报道控制抽穗期和株高的基因 *Ghd8* 位置相近, 而 *Ghd8* 也有延迟抽穗期和增加株高的功能^[45]。本研究在第 10 染色体 RM222 ~ RM271 内检测到控制单株产量、株高、每穗总粒数和穗长的位点 *qGY10-1*、*qPH10-1*、*qSNP10-1* 和 *qPL10-1*, 而 J. C. Lanceras 等^[27]在 RM222 附近只检测到 1 个控制株高的位点 *qph10.1*。这也表明本研究使用的 QTL 检测方法成熟可靠, 检测到的 QTL 准确度较高。

3.3 本研究定位的新 QTL 和多效 QTL

本研究还检测到 13 个新的 QTL。其中控制每穗实粒数、结实率和单株产量的多效性位点 *qFGP9-1*、*qSF9-1* 和 *qGY9-1* 均位于 RM553 ~ RM160 之间 2 cM 内, 效应均较大, 增效等位基因都来自成恢 727, 是一个一因多效位点。这 3 个性状都是重要的产量性状, 这 3 个 QTL 解释的表型变异比例均大于 5%, 具有较好的育种应用潜力。另外, 控制穗数的 QTL *qPN12-1*, 控制穗长的 QTL *qPL1-2* 和 *qPL10-1*, 控制总粒数的 QTL *qSNP2-1* 和 *qSNP10-1*, 控制结实

率的 QTL *qSF3-1*, 控制千粒重 QTL *qTGW7-1* 和控制产量的 QTL *qGY1-1* 均表现效应比较大, 解释的表型遗传变异比例也较高, 应该在后续精细定位与克隆研究以及育种应用中予以关注。

本研究共发现了 5 个多效性位点。除了前述控制株高和抽穗期有关的 RM25 ~ RM547 位点, 控制每穗实粒数、结实率和单株产量的 RM553 ~ RM160, 另外 3 个多效位点分别是位于 RM279 ~ RM521 控制有效穗数的 *qPN2-1* (*AQGH002*^[29]) 和总粒数的 *qSNP2-1*; 位于 RM336 ~ RM3534 控制穗长的 *qPL7-1* (*AQCU086*^[24])、控制总粒数的 *qSNP7-1* (*AQCE012*^[33]) 和控制粒重的 *qTGW7-1*; 位于 RM222 ~ RM271 位点控制株高的 *qPH10-1* (*AQFF070*^[27])、控制穗长的 *qPL10-1*、控制总粒数的 *qSNP10-1* 和控制产量的 *qGY10-1* (*AQFJ069*^[35])。这些位点在前人的研究中分别有所报道, 但是其多效性则是在本研究中首次发现。说明一因多效在水稻遗传基础中是一个比较普遍的现象。另一方面, 性状之间的相关性与基因多效性存在一定联系, 但是却不是必然联系。因为, 水稻性状的相关情况比较复杂。一般情况, 每穗总粒数多, 其每穗实粒数也相对较多, 但每穗实粒数又受结实率的影响。在本研究中, 每穗实粒数与结实率之间的相关比每穗实粒数与每穗总粒数之间的相关要高。本研究中每穗实粒数只在合肥试点于 RM553 ~ RM160 区域定位到一个 QTL, 同时控制每穗实粒数和结实率, 与每穗总粒数没有关系。该 QTL 应该是通过结实率影响每穗实粒数的。本研究选择两个生产上大面积推广应用的骨干恢复系成恢 727 和 9311 构建的重组自交系群体表现了较好的 QTL 的定位效率和准确度, 尤其适合发掘一因多效性位点。

参考文献

- [1] Yuan L P. Development of hybrid rice to ensure food security[J]. Rice Sci, 2014, 21(1): 1-2
- [2] Xiang C, Zhang H J, Wang H, et al. Dissection of combining ability for yield and related traits using introgression lines in the background of a key restorer line in rice (*Oryza sativa* L.) [J]. Field Crops Res, 2016, 193: 154-163
- [3] Liu E B, Liu Y, Wu G C, et al. Identification of a candidate gene for panicle length in rice (*Oryza sativa* L.) via association and linkage analysis[J]. Frontiers Plant Sci, 2016, 7: 596
- [4] Ashikari M, Sakakibara H, Lin S, et al. Cytokinin oxidase regulates rice grain production [J]. Science, 2005, 309 (5735): 741-745
- [5] Ishimaru K, Hirotsu N, Madoka Y, et al. Loss of function of the IAA-glucose hydrolase gene *TGW6* enhances rice grain weight and increases yield [J]. Nat Genet, 2013, 45(6): 707-711
- [6] Liu W, Zhang D C, Tang M F, et al. *THIS1* is a putative lipase

- that regulates tillering, plant height, and spikelet fertility in rice [J]. J Exp Bot, 2013, 64(14):4389-4402
- [7] Zhao L, Tan L B, Zhu Z F, et al. *PAY1* improves plant architecture and enhances grain yield in rice [J]. Plant J, 2015, 83(3):528-536
- [8] 方宣钧, 吴为人, 唐纪良. 作物 DNA 标记辅助育种 [M]. 北京: 科学出版社, 2001:38-39
- [9] 徐云碧, 陈英, 申宗坦, 等. QTL 区间作图的统计理论和计算机软件及其应用 [J]. 作物学报, 1995, 21(1):1-8
- [10] 林谦, 毛孝强, 杨德, 等. QTL 作图主要统计方法及主要作图群体 [J]. 云南农业大学学报, 2004, 19(2):121-127
- [11] 赵凌, 张亚东, 赵春芳, 等. TD70/KasalathRIL 群体定位水稻花药基部开裂长度 QTL [J]. 江苏农业学报, 2015, 31(4):711-717
- [12] 张大双, 黄培英, 彭强, 等. 稻米垩白性状的 QTL 分析 [J]. 种子, 2013, 32(10):25-28
- [13] 朱玉君, 陈俊宇, 张振华, 等. 水稻产量性状竞争优势 QTL 定位 [J]. 中国农业科学, 2016, 49(2):232-238
- [14] 郭小蛟, 张涛, 蒋开锋, 等. 优质高产杂交水稻新组合德优 4727 的选育与应用 [J]. 杂交水稻, 2016, 31(2):16-18
- [15] 戴正元, 张洪熙, 李爱宏, 等. 利用核辐射育成优质高产水稻新品种扬稻 6 号 [J]. 核农学报, 1999, 13(6):377-379
- [16] 戴正元, 李爱宏, 黄年生, 等. 核辐射创造的高配合力水稻种质扬稻 6 号的应用 [J]. 核农学报, 2006, 20(2):83-86
- [17] 斯华敏, 刘文真, 付亚萍, 等. 我国两系杂交水稻发展的现状和建议 [J]. 中国水稻科学, 2011, 25(5):544-552
- [18] 龙湍, 安保光, 李新鹏, 等. 籼稻 93-11 辐射诱变突变体库的创建及其筛选 [J]. 中国水稻科学, 2016, 30(1):44-52
- [19] 林海艳, Sisneros N, Yu Y. 中国优良水稻“93-11”、“明恢 63”、“珍汕 97”和“中花 11”的基因组物理图谱制作及其应用 [C]//中国遗传学会植物遗传和基因组学专业委员会 2007 年学术研讨会摘要集. 金华: 中国遗传学会植物遗传和基因组学专业委员会, 2007:32
- [20] Wang J K, Li H H, Zhang L Y, et al. Users' Manual of QTL Ici-Mapping v4.1 [EB/OL]. (2016-01-28) [2016-12-30]. <http://www.isbreeding.net>
- [21] McCouch S R. Gene nomenclature system for rice [J]. Rice, 2008, 1(1):72-84
- [22] Thomson M J, Tai T H, McClung A M, et al. Mapping quantitative trait loci for yield, yield components and morphological traits in an advanced backcross population between *Oryza rufipogon* and the *Oryza sativa* cultivar Jefferson [J]. Thero Appl Genet, 2003, 107(3):479-493
- [23] Zhang Y, Luo L, Xu C, et al. Quantitative trait loci for panicle size, heading date and plant height co-segregating in trait-performance derived near-isogenic lines of rice (*Oryza sativa*) [J]. Thero Appl Genet, 2006, 113(2):361-368
- [24] Mei H W, Luo L J, Ying C S, et al. Gene action of QTLs affecting several agronomic traits resolved in a recombinant lines rice population and two test cross populations [J]. Thero Appl Genet, 2003, 107(1):89-101
- [25] Septiningsih E M, Prasetyono J, Lubis E, et al. Identification of quantitative trait loci for yield and yield components in an advanced backcross population derived from the *Oryza sativa* variety IR64 and the wild relative *O. rufipogon* [J]. Thero Appl Genet, 2003, 107(8):1419-1432
- [26] Li C, Zhou A, Sang T. Genetic analysis of rice domestication syndrome with the wild annual species, *Oryza nivara* [J]. New Phytol, 2006, 170(1):185-194
- [27] Lanceras J C, Pantuwan G, Jongdee B, et al. Quantitative trait loci associated with drought tolerance at reproductive stage in rice [J]. Plant Physiol, 2004, 135(1):384-399
- [28] Suh J P, Ahn S N, Cho Y C, et al. Mapping of QTLs for yield traits using an advanced backcross population from a cross between *Oryza sativa* and *O. glaberrima* [J]. Korean J Breed, 2005, 37(4):214-220
- [29] Tian F, Li D J, Fu Q, et al. Construction of introgression lines carrying wild rice (*Oryza rufipogon* Griff.) segments in cultivated rice (*Oryza sativa* L.) background and characterization of introgressed segments associated with yield-related traits [J]. Thero Appl Genet, 2006, 112(3):570-580
- [30] Marri P R, Sarla N, Reddy L V, et al. Identification and mapping of yield and yield related QTLs from an Indian accession of *Oryza rufipogon* [J]. BMC Genet, 2005, 6(1):1-14
- [31] Cho Y C, Suh J P, Choi I S, et al. QTLs analysis of yield and its related traits in wild rice relative *Oryza rufipogon* [J]. Treat Crop Res, 2003, 4(1):19-29
- [32] Mei H W, Li Z K, Shu Q Y, et al. Gene actions of QTLs affecting several agronomic traits resolved in a recombinant inbred rice population and two backcross populations [J]. Thero Appl Genet, 2005, 107(4):89-101
- [33] Xu J L, Xue Q Z, Luo L J, et al. QTL dissection of panicle number per plant and spikelet number per panicle in rice (*Oryza sativa* L.) [J]. J Genet Genomics, 2001, 28(8):752-759
- [34] Moncada P, Martinez C P, Borrero J, et al. Quantitative trait loci for yield and yield components in an *Oryza sativa* x *Oryza rufipogon* BC₂F₂ population evaluated in an upland environment [J]. Thero Appl Genet, 2001, 102(1):41-52
- [35] Jiang G H, Xu C G, Li X H, et al. Characterization of the genetic basis for yield and its component traits of rice revealed by doubled haploid population [J]. J Genet Genomics, 2004, 31(1):63
- [36] Gao Y M, Zhu J, Song Y S, et al. Analysis of digenic epistatic effects and QE interaction effects QTL controlling grain weight in rice [J]. J Zhejiang Univ Sci A, 2004, 5(4):371-377
- [37] Li Z, Pinson S R M, Park W D, et al. Epistasis for three grain yield components in Rice (*Oryza sativa* L.) [J]. Genetics, 1997, 145(2):453-465
- [38] Yano M, Harushima Y, Nagamura Y, et al. Identification of quantitative trait loci controlling heading date in rice using a high-density linkage map [J]. Thero Appl Genet, 1997, 95(7):1025-1032
- [39] 姚晓云, 李清, 刘进, 等. 不同环境下水稻株高和穗长的 QTL 分析 [J]. 中国农业科学, 2015, 48(3):407-414
- [40] 许凌, 张亚东, 朱镇, 等. 不同年份水稻产量性状的 QTL 分析 [J]. 中国水稻科学, 2008, 22(4):370-376
- [41] Zhang Y D, Dong S L, Zhang Y H, et al. Mapping QTLs for panicle traits based on rice RIL population derived from TD70 and Kasalath [J]. J Agr Sci Tech-Iran, 2014, 15(9):1498
- [42] 陈燕华, 黄大辉, 邱永福, 等. 水稻主要农艺性状的 QTL 分析 [J]. 华南农业大学学报, 2014, 35(5):42-51
- [43] 荆豪争, 张斐斐, 陈丹, 等. 不同生长环境下水稻穗伸出度的 QTL 分析 [J]. 植物遗传资源学报, 2015, 16(4):788-795
- [44] 杨洛森, 孙健, 赵宏伟, 等. 不同年份冷水胁迫下水稻抽穗期和产量性状的 QTL 分析 [J]. 中国农业科学, 2016, 49(18):3489-3503
- [45] Yan W H, Wang P, Chen H X, et al. A major QTL *Ghd8* plays pleiotropic roles in regulating grain productivity plant height and heading date in rice [J]. Mol Plant, 2010, 4(2):319-330